

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Jana Dvořáková

Obranné mechanismy planktonních řas proti UV záření

Defence mechanisms of phytoplankton exposed to UV radiation

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: doc. RNDr. Yvonne Němcová, Ph.D.

Praha 2014

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze,

Podpis

Poděkování

Na tomto místě bych velmi ráda poděkovala své školitelce Yvonně Němcové za neskonalou ochotu, trpělivost a čas, který mi věnovala. Za veškeré rady, pomoc a vlídnost, která mi zpříjemnila mé začátky v tomto oboru.

Dále patří můj velký dík mému partnerovi, za oporu a porozumění. Mé sestřičce, že je a v neposlední řadě mým rodičům za podporu v průběhu celého studia.

Abstrakt

Planktonní řasy se významným způsobem podílejí na toku energie ekosystémem. Tvoří základ potravního řetězce a představují významné primární producenty. Vzhledem k pokračujícímu narušování ozonové vrstvy vyvstává otázka, jaký dopad bude mít vzrůstající intenzita UV záření na vodní ekosystémy. Především UV-B záření má schopnost pronikat do vodního sloupce a ovlivňuje klíčové fyziologické procesy (např. růst, reprodukci) a působí akutní fyziologický stres vodním organismům včetně fytoplanktonu.

Má bakalářská práce se zabývá shrnutím studií, zaměřených právě na vliv UV záření na planktonní řasy a na obranné mechanismy, které negativní účinky UV záření zmírňují. Tyto mechanismy lze rozdělit do tří skupin: aktivní vyhýbání se, produkce UV absorbujících látek a opravy poškození indukované UV zářením.

Klíčová slova: UV záření, UV-B, planktonní řasy, obranné mechanismy, MAAs

Abstract

Phytoplankton builds an important part of energy flow in the Earth's ecosystem. It forms the basis of the food chain and represents main primary producers. The question arises, due to the continuing ozone depletion, what impact may cause the increasing intensity of UV radiation on aquatic ecosystems. Especially UV-B radiation is capable of penetrating deep into the water column and affects the key physiological processes (e.g. growth, reproduction) and causes acute physiological stress to aquatic organisms including phytoplankton.

The goal of my thesis is to summarize the studies focused on the impact of UV radiation on planktonic algae and the defense mechanisms that reduce the negative effects of UV radiation. These mechanisms may be divided into three groups: active avoidance, production of UV-absorbing substances and repairs of damage induced by UV radiation.

Key words: UV radiation, UV-B, phytoplankton, defence mechanisms, MAAs

Obsah

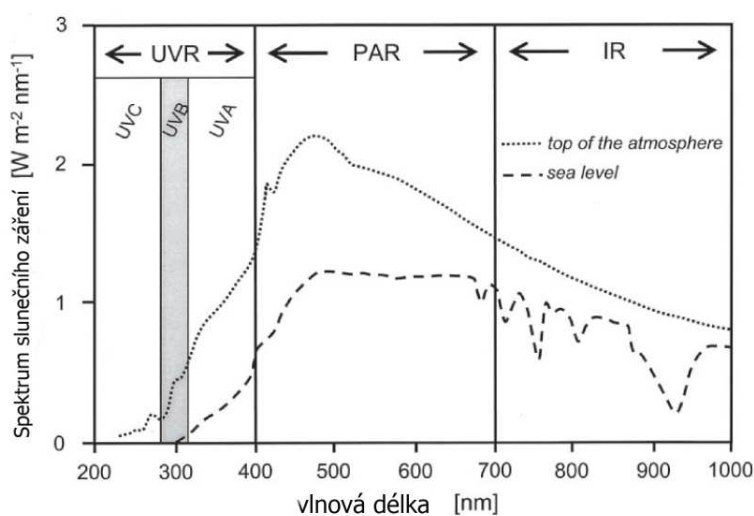
1.	Úvod	1
2.	UV záření	2
2.1.	Kvalita a kvantita UV záření na zemském povrchu	2
2.2.	UV-B a ozón	3
2.3.	Dopad zvýšeného UV-B na vodní ekosystémy	4
2.4.	Penetrace UV-B vodou	5
2.5.	Vliv UV-B záření na planktonní řasy	6
3.	Vlastní obranné mechanismy	8
3.2.	Vyhýbání	8
3.2.1.	Vertikální migrace.....	8
3.2.2.	Vlastní ochranné struktury	10
3.3.	Produkce UV absorbujících látek.....	13
3.4.	Opravy poškození indukované UV-zářením	15
4.	Závěr	16
5.	Zdroje.....	17

1. Úvod

Fytoplankton se velmi významným způsobem podílí na primární produkci mořských a sladkovodních ekosystémů, přičemž mořský ekosystém představuje jeden z nejdůležitějších ekosystémů na naší planetě a produkuje zhruba polovinu veškerého množství biomasy. Fytoplankton tu tvoří základ složité potravní sítě a hraje také důležitou roli pohlcovače oxidu uhličitého z atmosféry. Fixuje přibližně 104Gt uhlíku ročně, což je polovina celkové produkce fotosyntézy na Zemi. Přibližně 2 % tohoto množství uhlíku vázaného fytoplanktonem v oceánu je ukládáno na hluboké oceánské dno v podobě mrtvých buněk. Je nutné si uvědomit, že i malý pokles produktivity fytoplanktonu významně ovlivní další planktonní organismy a tím i život většiny rostlin a živočichů (Häder et al., 2007) a významně změní biogeochemické cykly, které se podílejí na stanovení globálního klimatu (Marchant & Davidson, 1991). Vzhledem k tomu, že tyto fotosyntetické organismy vyžadují k životu dostatek slunečního záření, které je v potřebném množství dostupné jen ve svrchních vrstvách vodního sloupce, jsou omezeny pouze na tzv. eufotickou zónu, kde jsou však současně vystaveny UV záření (Häder et al., 2007). Škodlivé účinky slunečního UV záření na vodní organismy jsou známy již mnoho let.

2. UV záření

Objev UV záření a jeho účinků na živé organismy byl postupný proces, který zahrnoval příspěvky od chemiků, fyziků a biologů. Cílem dalšího bádání bylo zjistit, do jaké míry UV záření ovlivňuje živé organismy. Byly představeny jak pozitivní, tak negativní účinky UV, v závislosti na typu organismu, vlnových délkách (UV-A 315-400nm , UV-B 280-315nm a UV-C 190-280nm) a dávkách ozáření (intenzita x doba trvání) (Hockberger, 2002).



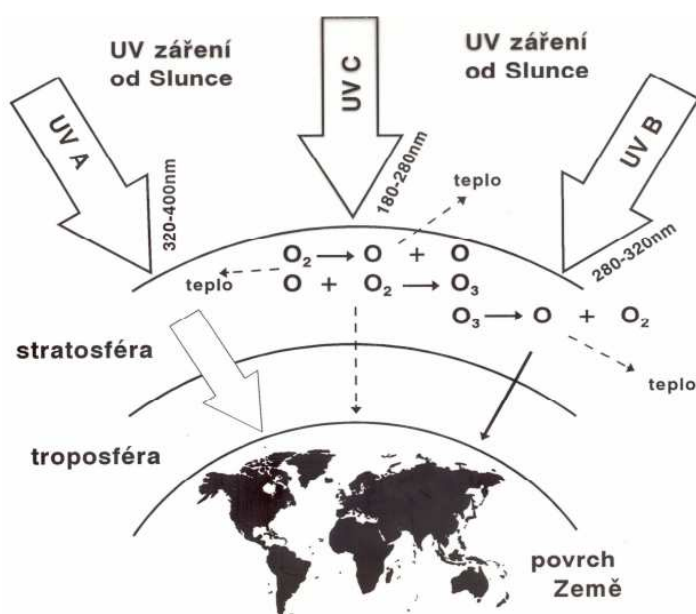
Obr. 1. Spektrální charakteristika světla a intenzita záření v horní části atmosféry a na úrovni moře, zdroj: Karsten, 2008.

2.1. Kvalita a kvantita UV záření na zemském povrchu

Kvalita a kvantita ultrafialového záření, dopadajícího na zemský povrch, především závisí na energetickém výkonu Slunce a na vlastnostech atmosféry (Gautier et al., 1994). Kromě mraků a atmosférických částic hraje roli také délka dne, sezóna či zeměpisná šířka a výška (Diffey, 1991). Sluneční UV záření roste s nadmořskou výškou především kvůli snížení množství molekul vzduchu, ozónu, aerosolů a mraků v atmosféře a se zvyšujícím se množstvím zasněžených ploch (Schmucki & Philipona, 2002).

2.2. UV-B a ozón

Z biologického hlediska je UV-B záření zdaleka nejvýznamnější částí ultrafialového spektra. Množství, jež dosáhne zemského povrchu, je do značné míry řízeno ozónem. Ozón (O_3) vzniká disociací kyslíku (O_2) působením UV záření (UV-C) o krátké vlnové délce ve stratosféře, ve výšce cirká 25-100 km n. m. (Diffey, 1991). Absorpce UV-B záření naopak převádí O_3 zpět na O_2 a O (Chapman, 1930).

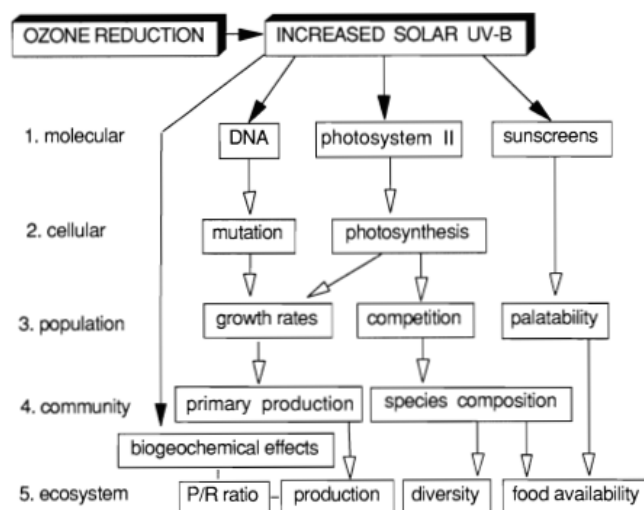


Obr. 2. Působení UV záření na atmosféru a reakce s tím spojené, zdroj:<https://www.natur.cuni.cz/fakulta/zivotni-prostredi/download/ochrana-zp-uvod>

První práce upozorňující na narušení stratosférické ozónové vrstvy byla publikována na počátku 80. let (Rowland & Molina, 1975). Rowland a Molina první varovali, že chlorfluoruhlovodíky (CFC) a jiné plyny uvolňované lidskou činností do ovzduší, by mohly narušit přirozenou rovnováhu kreativních a destruktivních procesů. Ztenčení ozónové vrstvy, a to až o 50 %, bylo poprvé zaznamenáno v roce 1985 nad Antarktidou (Farman et al., 1985). Rostoucí množství CO_2 v atmosféře (z 280ppm na 380ppm), s tím spojené, vedlo k okyselení oceánů až o několik procent (Caldeira & Wickett, 2003).

2.3. Dopad zvýšeného UV-B na vodní ekosystémy

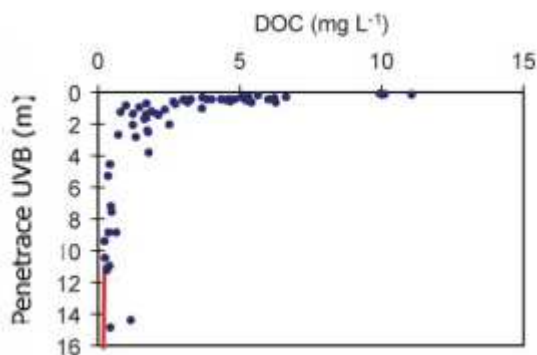
Povrchovou ochranou proti UV záření disponují spíše vyšší rostliny a živočichové. Fytoplankton je fyziologicky přizpůsoben životu při tlumenému světlu, které je charakteristické pro mořská stanoviště a sladkovodní habitaty (Vincent & Roy, 1993). Vědecké důkazy o škodlivosti UV-B záření pro vodní organismy se nahromadily během posledních desetiletí. Negativní dopad slunečního UV záření na heterotrofní a autotrofní planktonní organismy byl zjištěn v přírodních i experimentálních podmínkách, a to jak v mořských tak sladkovodních ekosystémech (Häder et al., 2007). UV ovlivňuje biologické procesy na různých trofických úrovních (Vincent & Roy, 1993) (obr.3). Má také vliv na biogeochemické cykly, podílející se na globálním klimatu (Marchant & Davidson, 1991). Měření primární produkce u Antarktidy ukázalo, že zvýšená intenzita UV-B záření v průběhu jara snižuje fotosyntézu asi o 5 %. Tato hodnota se může zdát nízká vzhledem k rozloze oceánu, ale i přesto můžeme čekat změny v potravním řetězci v této části světového oceánu (Vincent & Roy, 1993).



Obr.3. Provázanost systému. Vliv UV-B na fytoplankton od molekulární po ekosystémovou úroveň, zdroj: Vincent & Roy, 1993.

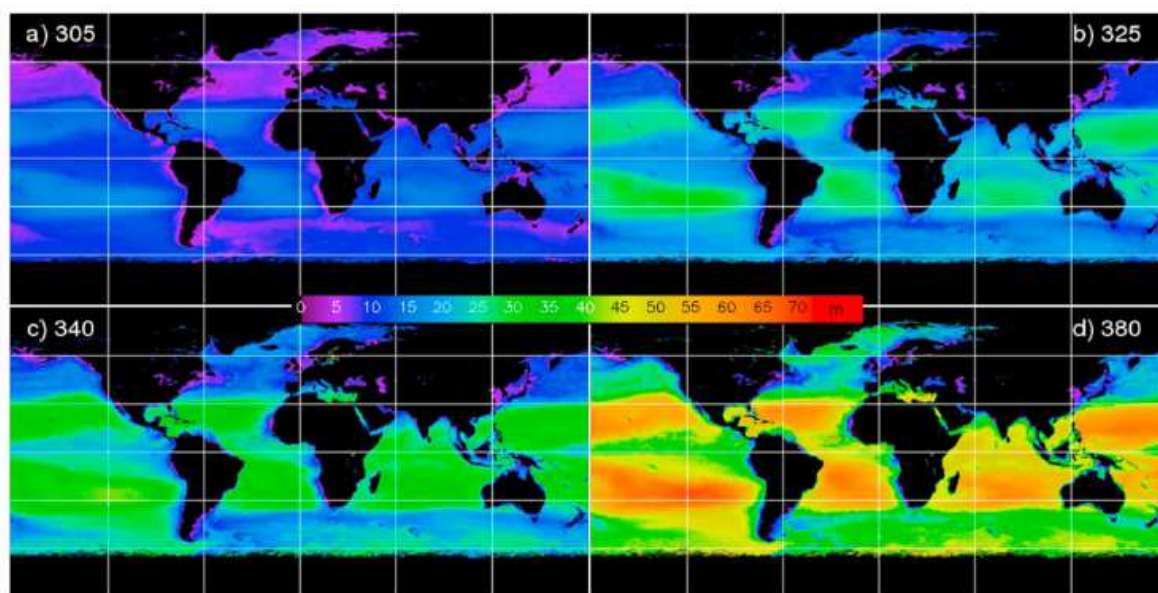
2.4. Penetrace UV-B vodou

Ve vodním prostředí je sluneční záření značně heterogenní (Davidson, 1998; Williamson, 1995). Mimo oblačnost, zeměpisnou šířku, jednodenní či sezónní výkyvy, má na charakter slunečního záření ve vodním sloupci vliv také nepravidelnost vertikálního míchání a množství částic a rozpuštěných látek (Smith et al., 1992), čímž rozumíme například koncentraci rozpuštěného organického uhlíku ve vodě (DOC) či chromoforní rozpuštěnou organickou hmotu (CDOM) (Sommaruga, 2001 & Arrigo & Brown, 1996).



Obr. 4. Vztah mezi hloubkou pronikání UV-B záření a koncentrací rozpuštěného organického uhlíku (DOC) v jezerech, zdroj: Helbling & Zagarese, 2003.

V rámci vodního sloupce s nízkými koncentracemi CDOM a DOC (0,2-0,4 mg/l) je působení UV záření ovlivněno samotným fytoplanktonem a jeho vzájemným zastíněním, kdy se v určité hloubce nachází chlorofylové maximum způsobující útlum UV záření (Sommaruga, 2001). V čistých antarktických vodách může UV-B proniknout až do hloubky 50m (Smyth, 2011), v oligotrofních jezerech až 70m (Smith et al., 1992). Biologické účinky UV na organismy byly potvrzeny v 30m (Karentz & Lutze, 1990).



Obr. 5. Penetrace UV záření o vlnových délkách (a) 305nm (b) 325nm (c) 340nm (d) 380nm oceány. Průměrné hodnoty z dubnů 1998-2009. Měřeno radiometrem Satlantic UV-507, zdroj: Smyth, 2011.

2.5. Vliv UV-B záření na planktonní řasy

Expozice UV-B záření je potenciálně škodlivá pro všechny živé organismy, a pro ty, které provádějí fotosyntézu, zejména. Energie z UV-B záření je absorbována nukleovými kyselinami, histony, proteiny, chromoforovými molekulami a fotosyntetickými pigmenty (Karentz et al., 1991). Absorpce UV-B DNA a proteiny způsobuje fotopoškození a konformační změny, které mohou následně narušit životně důležité metabolické funkce, jako je transkripce, replikace a translace. To zahrnuje dimerizaci pyrimidinových bází za vzniku cytotoxických cyklobutan-pyrimidin dimerů, které narušují buněčné dělení a zvyšují úmrtnost (Karsten, 2008).

Při pokusném vystavení fytoplanktonu UV-B bylo zjištěno, že dochází k degradaci aminokyselin, bílkovin, ATP, k poklesu metabolismu dusíku (Döhler & Hagmeier, 1997) a ke zvýšení koncentrace polynenasycených mastných kyselin (Goes et al., 1994). Poškození těchto základních buněčných metabolitů a procesů, spolu se snížením aktivity enzymů,

syntézy proteinů, buněčných membrán, propustnosti membrán a asimilace živin, má nepopíratelně vliv na růst, dělení, pohyblivost, fototaxi (Häder & Häder, 1988), životní cyklus, přežívání a na druhové složení fytoplanktonu (Karsten, 2008; Hardy & Gucinski, 1989). Nicméně, význam mnoha těchto laboratorních studií je sporný. Některé byly provedeny na základě uměle vysokých UV toků a neobvyklých spektrálních složení, a proto je nutný další výzkum, zejména v experimentálních podmínkách, které vycházejí z podmínek, jež mohou nastat v přírodě (Davidson, 1998).

Spolu s UV-A a PAR (fotosynteticky aktivním zářením) UV-B dále stimuluje tvorbu reaktivních forem kyslíku (ROS). ROS jsou metabolicky toxické meziprodukty, jako je superoxid anion (O_2^-), peroxid vodíku (H_2O_2), hydroperoxylové radikály (HO_2^-) a hydroxylové radikály (OH^-) (Cooper & Zika, 1983), které mohou poškodit proteiny, nukleové kyseliny a lipidy. Tato poškození se projevují zvláště na schopnosti fotosyntetizovat. Dochází k poškození proteinu D1, kyslík vyvíjejícího komplexu, enzymu RuBisCo a k fotodestrukci pigmentů (Bischoff et al., 2000). Poškození mohou mít za následek snížení přenosu energie do reakčního centra fotosystému II a zároveň blokování toku elektronů mezi oběma fotosystémy (Franklin & Forster, 1997). Fyziologické účinky se mohou také projevovat na ultrastrukturální úrovni – konkrétněji může docházet k dramatickým změnám v jemné struktuře chloroplastů, k hypertrofii mitochondriálních krist a k narušení thylakoidů (Holzinger et al. 2004, Karsten, 2008).

3. Vlastní obranné mechanismy

Vodní organismy jsou schopny UV-B detekovat a rozhodně nejsou proti němu bezbranné. V průběhu evoluce vzniklo několik druhů strategií jak se vyhnout, zmírnit nebo jak opravit poškození indukované UVR a pozorujeme tu velké druhové odlišnosti (Vincent & Roy, 1993). Účinnost mechanismů určuje citlivost organismů (Davidson, 1998).

Některé druhy se brání vystavení UVR vyhýbáním. Mnoho druhů produkuje UV absorbující látky. A konečně, většina buněk má schopnost identifikovat a opravit UV-poškození DNA a dalších biomolekul (Vincent & Roy, 1993).

3.2. Vyhýbání

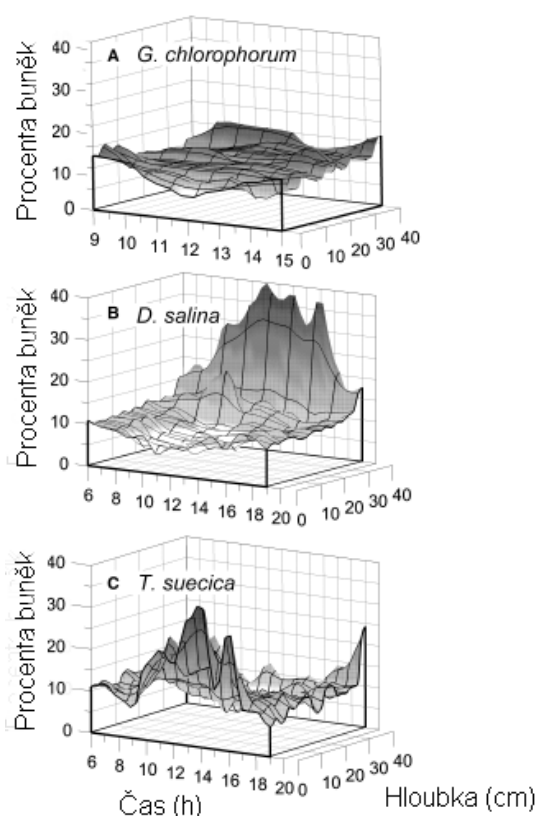
Pro vyhýbání se UV záření využívá fytoplankton vícero způsobů. Radíme mezi ně vytvoření si vlastních ochranných struktur, vertikální migraci do hloubky, kam UV záření nedosáhne, či skrývání se v chráněném, zastíněném prostoru, pod nímž si můžeme představit například led se sněhovou pokrývkou, jenž má vysoké albedo (samotný led může být naopak pro UV-B zvláště transparentní a prostor pod ním není od slunečního záření pro fytoplankton dostatečně chráněn) (Karentz et al., 1991). V každém případě více či méně fytoplankton strádá. Ať už se jedná o důvod energetické náročnosti nebo nedostatečného množství světla, na kterém je fotosynteticky a existenčně závislý (Davidson, 1998).

3.2.1. Vertikální migrace

Některé druhy řas mají schopnost rozeznat intenzitu záření a migrovat do „bezpečnějších“ míst. Studie, prováděná na *Euglena gracilis*, potvrdila existující receptor s absorpcí v oblasti modré a záření o vlnové délce 280 nm, na bázi flavonoidů a pterinů (Iseki et al., 2002). Zelené řasy rodu *Chlamydomonas* používají pro vnímání světla v modrozelené oblasti rhodopsin typu chlamyopsin (Sineshchekov et al., 2002). Tyto řasy nereagují na zvýšení intenzity UV-B

záření, které není doprovázeno zvýšením PAR. Tato situace nastává v atmosféře ochuzené o ozón (Häder, 1995).

Vertikální migrace fytoplanktonu je především určována dostupností světla a živin. Snížená expozice UV záření může představovat pouze sekundární prospěch. Zatímco nebičíkaté druhy řas (rozsivky, krásivky) migrují aktivně jen nepatrně, u bičíkatých druhů bylo prokázáno, že se expozici UV záření aktivně vyhýbají (Gerbersdorf & Schubert, 2011). Jako příklad nám mohou sloužit cirkadiánní rytmy zelených řas *Tetraselmis suecica*, *Dunaliella salina* a obrněnky *Gymnodinium chlorophorum* (Richter et al., 2007). U *Cryptomonas ovata* či *Mallomonas* sp. byly potvrzeny rovněž jasné výsledky migrace dle intenzity UV záření a tudíž migrace k hladině až v nočních hodinách. Tato okamžitá odezva na měnící se intenzitu světla, umožňuje příjem dostatečného množství energie nutné pro fotosyntézu, aniž by docházelo k poškozením indukovaných UV záření (Tilzer, 1973). Dle jiných autorů však samotná migrační strategie není proti tomuto vlivu dostatečnou ochranou (Gerbersdorf & Schubert, 2011).



Obr. 6.: Vertikální migrace buněk ve vodním sloupci během dne. (A) *Gymnodinium chlorophorum*, (B) *Dunaliella salina* a (C) *Tetraselmis suecica*, zdroj: Richter et al., 2007

3.2.2. Vlastní ochranné struktury

Dalším účinným obranným mechanismem proti UV záření jsou pevné struktury vně buňky. Do této kategorie lze zařadit algaenan (strukturou velmi podobný sporopolleninu z exiny pylových zrn), křemičité frustuly a šupiny a vápenaté kokolity.

3.2.2.1. *Algaenan*

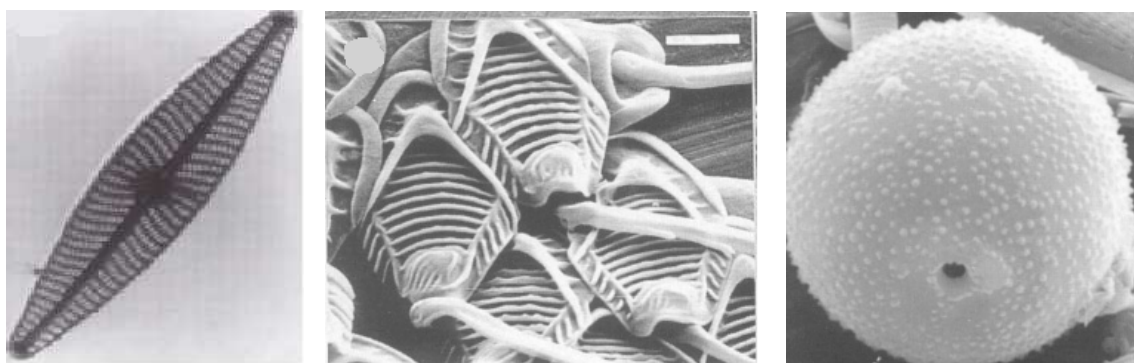
Algaenan je acetorezistentní biopolymer v buněčné stěně některých řas, sestávající z vzájemně zesíťovaných vrstev alifatických uhlovodíkových řetězců (Blokke et al., 1998). Algaenan slouží jako konstantní bariéra vůči UV-B záření, nereagující na dynamické změny v prostředí. Je pravděpodobné, že zastává více fyziologických rolí, například antimikrobiální. Vyskytuje se u některých druhů sladkovodního fytoplanktonu, jako je *Scotiella chlorelloidea*, *Coelastrum microporum*, *Scenedesmus* sp., a dalších (Xiong et al., 1997).

3.2.2.2. *Křemičité struktury*

Schránky rozsivek (frustuly) a křemičité šupiny, typické pro některé ze zástupců Chrysofyt, jsou tvořeny polymerizovaným oxidem křemičitým. Ten si buňka aktivně vychytává z okolního prostředí v podobě kyseliny křemičité a následně zpracovává v silikon-depozitních váčcích (Siver, 1991). Křemičitým pevným obalem jsou rovněž chráněny stomatocysty (klidové fáze životního cyklu Chrysofyt) (Zeeb & Smol, 2001).

Oxid křemičitý rozptyluje elektromagnetické vlnění méně než krystalický CaCO_3 , ale je stále v obraně buňky účinnější než polysacharidové buněčné stěny. Oxid křemičitý má schopnost UV-B nejen odrážet, ale i absorbovat, nicméně v zanedbatelné míře (Raven & Waite, 2004).

Křemičitá schránka je pro buňku výhodná i z hlediska ochrany vůči patogenům a predátorům a ovlivnění rychlosti sedimentace ve vodním sloupci (Zeeb & Smol, 2001).



Obr. 7. Frustula rozsvivky rodu *Navicula*, zdroj: Kalina & Váňa, 2005

Obr. 8. Šupiny *Mallomonas striata*, var. *serrata*, zdroj: Siver, 1991

Obr. 9. Stomatocysta, zdroj: Duff & Smol, 1994 (podle Zeeb & Smol, 2001)

3.2.2.3. Vápenaté šupiny - kokolity

Ve svrchních vrstvách moří dominují především řasy řádu Coccolithophoridales (českým názvem kokolítky). Kokolítky produkují specifické šupiny (kokolity) z krystalického kalcitu. (Braarud & Nordli, 1952). Kalcifikované šupiny tvoří na povrchu buňky kokosféru (Raven & Crawford, 2012).

Životní cyklus kokolitek obvykle prochází dvěma fázemi – pohyblivou fází s bičíky a fází nepohyblivou. Pohyblivá fáze je haploidní, s holokokolity, které jsou složeny z krystalů stejné velikosti a tvaru. Tyto krystaly vznikají vně buněk na povrchu plazmatické membrány. Po splynutí dvou haploidních buněk vzniká buňka diploidní, nepohyblivá, která se množí nepohlavně. Buňku obklopují heterokokolity, vznikající uvnitř buněk ve speciálních váčcích. Tyto heterokokolity jsou naopak složeny z různých krystalů a mají tak daleko složitější stavbu. U pohyblivého haploidního stádia mohou kokolity i zcela chybět - například u *Emiliana huxleyi* (Quintero-Torres et al., 2006; Raven & Crawford, 2012).

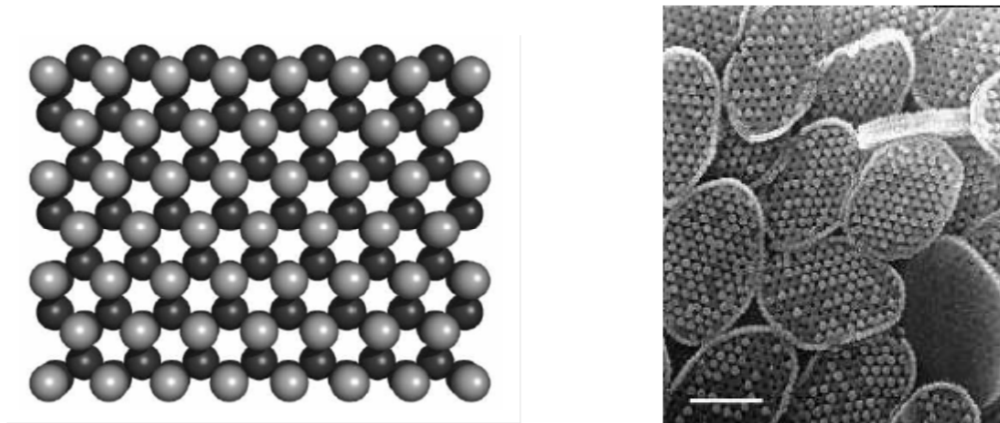


Obr. 10. (A) kokosféra *Gephyrocapsa oceanica* (B) heterokokolit *Gephyrocapsa oceanica* (C) holokokolit *Syracolithus catilliferus*, zdroj: Young et al., 2003.

Nebezpečí pro kokolity představuje rostoucí množství CO_2 v atmosféře. Kokolity před rozpuštěním chrání tenká vrstvička organických látek na povrchu. Rozpuštěním většího množství oxidu uhličitého se mořská voda stává kyslejší, a snáze rozrušuje tuto ochranou organickou vrstvu. Pokud tato situace nastane (testováno v experimentálních podmínkách), zachovává buňka své intercelulární pH tím, že obětuje kalcifikaci (Gao et al., 2009).

Je známo, že kokolity odrážejí a rozptylují světlo jako malá zrcadla rozptýlená ve vodě (Tyrrell et al., 1999). Domníváme se, že ve svrchní eufotické zóně mohou kokolity přežívat právě díky rozptylu elektromagnetického záření těmito šupinami, a že kokolity tak hrají účinnou roli ochrany před poškozením indukovaným UV zářením (Quintero-Torres et al., 2006). Tuto domněnku potvrzuje studie, při které bylo zjištěno, že buňky pokryté kokolity obdrží o 20 až 25% méně UV záření a 10 - 22% PAR, ve srovnání s nahými buňkami, získané snížením pH (Gao et al., 2009).

Simulace s modely holokokolitu (obr. 7.) ukázaly, že UV světlo je jimi odráženo silněji než jiné vlnové délky, a že tak fungují jako filtr. Tím dochází k minimalizaci ztrát PAR (Quintero-Torres et al., 2006). Zároveň bylo potvrzeno, že buňky s holokokolity mají tendenci nacházet se ve vodním sloupci výše, nežli diploidní fáze jejich životního cyklu s heterokokolity (Cros, 2002).



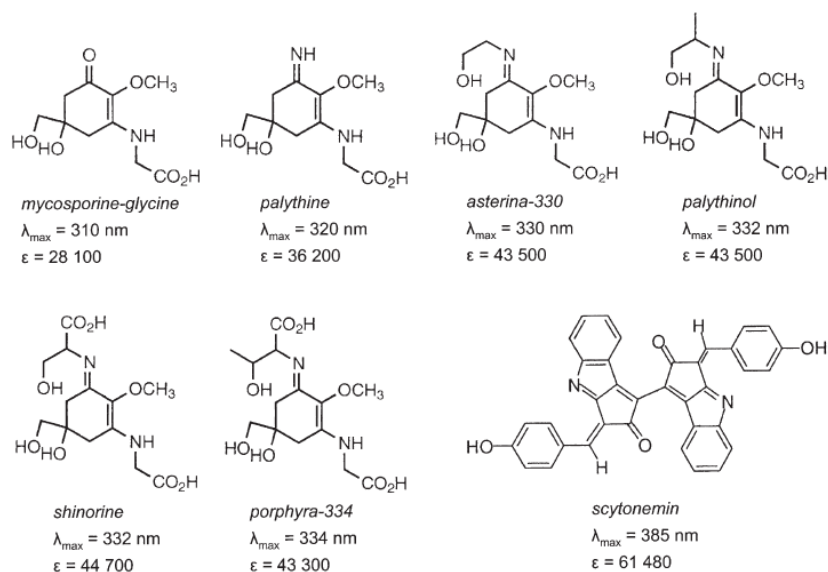
Obr. 11. Kuličkový model uspořádání krystalů v holokokolitu (zobrazeny jsou dvě vrstvy). Vápenaté destičky pravděpodobně představují fotonickou strukturu, která je nezbytná pro odraz UV záření. Model vytvořen podle holokokolitu *Calcidiscus leptoporus* (Obr. 12), zdroj: Quintero-Torres et al., 2006.

Obr. 12. Kokolity *Calcidiscus leptoporus*, zdroj: Cros & Fortuño, 2002 (podle Quintero-Torres et al., 2006).

3.3. Produkce UV absorbujících látek

Fytoplanktonní organismy vyvinuly mnoho strategií, jak minimalizovat poškození při vystavení slunečnímu UV záření. Jednou z nich je syntéza sloučenin, které přímo nebo nepřímo absorbují UV energii - mycosporinu podobných aminokyselin (MAAs) (Laurion et al., 2002). Jsou to malé, ve vodě rozpustné a fotochemicky stabilní sloučeniny (Conde et al., 2000), vykazující charakteristickou absorbanci světelného maxima mezi 310 a 360nm.

Známými MAAs vyskytujícími se ve fytoplanktonu, jsou palythin, asterina 330, mycosporin-glycin, shinorine a porphyra-334 (Laurion et al., 2002). Tyto molekuly mohou přeměňovat absorbované UV záření na teplo, aniž by docházelo k poškození. (Bandaranayake, 1998).



Obr. 13. Příklady mycosporinu podobných aminokyselin, které byly nalezeny v řasách, zdroj: Karsten, 2008.

Biosyntéza MAAs probíhá šikimátovou cestou. MAAs se nacházejí se v cytoplazmě, a tudíž nejsou připojeny k fotosystémům (Ehling-Schulz et al., 1997). Energie absorbovaná MAAs se nepřenáší do reakčního centra na molekulu chlorofylu a neúčastní se fotosyntézy (Moisan & Mitchell, 2001). Množství MAA sloučenin se mění v závislosti na intenzitě a vlnové délce UV záření. Tyto sloučeniny jsou omezeny na určité druhy či taxony (Häder, 2000).

Ke zkoumání MAAs přispěla studie (Jeffrey et al., 1999). Experimentálně bylo kultivováno 152 druhů řas. Těchto 152 druhů z 12 tříd ukázalo velké rozdíly v produkci UV absorbujících látek. Nejvyšší produkce byla zaznamenána u obrněnek tvořících vodní květy, zejména *Gymnodinium catenatum*, *Alexandrium*, *Heterocapsa*, *Scrippsiella* a *Woloszynskia*. Další druhy, tvořící vegetační zbarvení vody, měli produkci nižší, avšak stále významnou: Haptofyta *Chrysochromulina*, *Emiliana*, a *Phaeocystis*, skrytěnky *Chroomonas* a *Rhodomonas* (včetně několika neidentifikovaných kmenů) a chloromonády *Chattonella* a *Fibrocapsa*.

Samotné MAAs k úplné ochraně fotosyntetického aparátu fytoplanktonu vůči UV záření nestačí (Ha, 2012). Obrany se účastní například i sekundární karotenoidy (zejména diadinoxanthin a diatoxanthin) fungující jako antioxidanty, jež zachycují a stabilizují volné kyslíkové radikály vzniklé působením UV záření (Laurion et al. 2002).

3.4. Opravy poškození indukované UV-zářením

Primárním nebezpečím fytoplanktonu, vystaveného UVR, je absorpce této energie DNA. V DNA následně dochází k monomerním poškozením pyrimidinových bazí, k jednovláknovým zlomům nebo k interakci mezi sousedními bázemi (tj. dimerizaci). Hlavním fotoproduktem jsou pyrimidinové deriváty (Karentz et al., 1991).

Tyto strukturální změny v DNA molekulách mohou ovlivňovat transkripci RNA a syntézu DNA, což způsobuje chybné čtení nebo chybnou replikaci genetického kódu a vede k tvorbě mutací, popřípadě k smrti organismu. Jsou nám známy tři buněčné mechanismy, které tomu mohou zabránit: fotoreaktivace, vyštěpovací oprava (excision repair) a oprava postreplikační (Davidson, 1998).

Fotoreaktivace je proces enzymatické opravy mutací vzniklých účinkem UV záření na buňku. Viditelným světlem je aktivován fotoreaktivační enzym - fytolyáza, který štěpí chybně vzniklý dimer v molekule DNA (Karentz et al., 1991).

Vyštěpovací či také ekcizní typ oprav (z angl. excision repair) představuje další možnost, jak opravit poškození vyvolané UV zářením. V tomto případě je pomocí DNA polymerázy vyštěpen z molekuly DNA oligonukleotid obsahující dimery. Následně jsou syntetizovány předtím odstraněné nukleotidy (Häder & Sinha, 2004).

A poslední známá možnost - post-replikační opravy - jsou opravy DNA, které probíhají po replikaci DNA rekombinačním způsobem (Karentz et al., 1991). Poškození DNA neopravuje, ponechá ho na místě, ale umožní replikaci DNA i v oblasti léze (Diffey, 1990).

Na všechny tyto procesy je nezbytné velké množství energie. V důsledku toho může docházet ke snížení celkové rychlosti metabolismu, což je provázeno poklesem biosyntézy esenciálních látek a vede k poklesu růstové rychlosti (Davidson, 1998).

4. Závěr

UV záření je pouze jeden ze sady negativních vlivů, které na vodní ekosystémy působí. Z globálního hlediska však patří mezi nejdůležitější. Pokles produktivity fytoplanktonu, který UV-B záření vyvolává, by mohlo vést k zesílení skleníkového efektu a tudíž globálnímu oteplování. Fytoplankton se se zvýšeným UV zářením setkal již v dávné minulosti (většina planktonních druhů se vyvinula v dobách s vyšší intenzitou UV záření) a proti poklesu produktivity vzniklo několik účinných obranných mechanismů. Mezi nejvíce prozkoumané patří opravy poškozené DNA, neboť se vyskytuje i u dalších organismů. Měření negativních účinků UV záření na fytoplankton *in vivo* je velmi složité. Proto je převážná většina studií prováděna *in vitro*. V laboratorních podmínkách lehce dosáhneme nadměrných dávek UV záření, které jsou prozatím ve volné přírodě nereálné. Nejspíše z tohoto důvodu následně vznikají neshody, zda zvyšující se expozice UV záření bude mít katastrofické následky či nikoli.

Tato bakalářská práce úzce souvisí s plánovanou prací diplomovou. V ní se zaměřím na morfologii křemičitých šupin některých druhů zlativek, na jejich účinnost odrazu UV záření v závislosti na uspořádání a morfologické struktuře, a tím na účinnost ochrany organismu. Současně se budu snažit zodpovědět otázku, zda tuto morfologickou strukturu šupin lze experimentálně změnit působením UV záření.

5. Zdroje

Arrigo KR & Brown ChW (1996): Impact of chromophoric dissolved organic matter on UV inhibition of primary productivity in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 140: 207-216

Bandaranayake WM (1998): Mycosporines: are they nature's sunscreens? *Natural product reports*, 15:159–172

Bischof K, Hanelt D & Wiencke C (2000): Effects of ultraviolet radiation on photosynthesis and related enzyme reactions of marine macroalgae. *Planta*, 211: 555–562

Braarud T & Nordli E (1952): Coccoliths of *Coccolithus huxleyi* seen in an electron microscope. *Nature*, 170: 361–362

Blokker P, Schouten S, Ende H, Leeuw JW, Hatcher PG & Damsté JSS (1998): Chemical structure of algaenans from the fresh water algae *Tetraedron minimum*, *Scenedesmus communis* and *Pediastrum boryanum*. *Organic Geochemistry*, 29:5-7

Caldeira K & Wickett ME (2003): Oceanography: Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, 425: 365

Conde FR, Churio MS & Previtali CM (2000): The photoprotector mechanism of mycosporine-like amino acids. Excited-state properties and photostability of porphyra-334 in aqueous solution. *Journal of Photochemistry and Photobiology*, 56: 139–144

Cooper JC & Zika RG (1983): Photochemical formation of hydrogen peroxide in surface and ground waters exposed to sunlight. *Science*, 220: 711–712

Cros L (2002): Planktonic Coccolithophores of the NW Mediterranean. Edicions Universitat Barcelona

Davidson AT (1998): The impact of UVB radiation on marine plankton. *Mutation Research* 422: 119–129

Diffey BL (1991): Solar ultraviolet radiation effects on biological systems. *Physics in Medicine and Biology*, 36: 299-328

- Döhler G & Hagmeier E (1997):** UV Effects on Pigments and Assimilation of ^{15}N -Ammonium and ^{15}N -Nitrate by Natural Marine Phytoplankton of the North Sea. *Botanica Acta*, 110: 481-488
- Ehling-Schulz M, Bilger W & Scherer S (1997):** UV-B induced synthesis of photoprotective pigments and extracellular polysaccharides in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*. *Journal of Bacteriology*, 179: 1940–1945
- Farman JC, Gardiner BG & Shanklin JD (1985):** Large losses of total ozone in Antarctica reveal seasonal ClO_x/NO_x interaction. *Nature*, 315: 207–210
- Franklin LA & Forster RM (1997):** The changing irradiance environment: consequences for marine macrophyte physiology, productivity and ecology. *European Journal of Phycology*, 32: 207–232
- Gao K, Ruan Z, Villafañe VE, Gattuso J-P & Helbling EW (2009):** Ocean acidification exacerbates the effect of UV radiation on the calcifying phytoplankter *Emiliania huxleyi*. *Limnology and Oceanography*, 54: 1855–1862.
- Gautier C, He G, Yang S & Lubin D (1994):** Role of clouds and ozone on spectral ultraviolet-B radiation and biologically active UV dose over Antarctica. *Ultraviolet Radiation in Antarctica: Measurements and Biological Effects*, 62: 83-91
- Gerbersdorf SU & Schubert H (2011):** Vertical migration of phytoplankton in coastal waters with different UVR transparency. *Environmental Sciences Europe*, 23: 36
- Goes JI, Handa N, Taguchi S & Hama T (1994):** Effect of UV-B radiation on the fatty acid composition of the marine phytoplankter *Tetraselmis* sp.: relationship to cellular pigments. *Marine Ecology Progress Series*, 114: 259-274
- Ha S-Y, Kim Y-N, Park M-O, Kang S-H, Kim H-ch, Shin K-H (2012):** Production of mycosporine-like amino acids of in situ phytoplankton community in Kongsfjorden, Svalbard, Arctic. *Journal of Photochemistry and Photobiology*, 114: 1–14
- Häder D-P (1995):** Novel Method to determine vertical distributions of phytoplankton in marine water columns. *Environmental and Experimental Biology*, 35: 547-555
- Häder D-P (2000):** Effects of solar UV-B radiation on aquatic ecosystems. *Advances in Space Research*, 12: 2029-2040

Häder D-P & Häder MA (1988): Inhibition of motility and phototaxis in the green flagellate, *Euglena gracilis*, by UV-B radiation. *Archives of Microbiology*, 150: 20-25

Häder D-P & Sinha RP (2004): Solar ultraviolet radiation-induced DNA damage in aquatic organisms: potential environmental impact. *Mutation Research*, 571: 221–233

Häder D-P, Kumar HD, Smith RC & Worrest RC (2007): Effects of solar UV radiation on aquatic ecosystems and interactions with climate change, *Photochemical & Photobiological Sciences*, 6: 267–285

Hardy J & Gucinski H (1989): Stratospheric Ozone Depletion: Implications for Marine Ecosystems. *Oceanography*, 2: 18–21

Helbling EW & Zagarese H (2003): UV Effects in Aquatic Organisms and Ecosystems. Cambridge: Royal Society of Chemistry

Hockberger PE (2002): A History of Ultraviolet Photobiology for Humans, Animals and Microorganisms. *Photochemistry and Photobiology*, 76: 561-79

Holzinger A, Lütz C, Karsten U, Wiencke C (2004): The effect of ultraviolet radiation on ultrastructure and photosynthesis in the red macroalgae *Palmaria palmata* and *Odonthallia dentata* from Arctic waters. *Plant Biology*, 6: 568–577

Chapman S (1930): A theory of upper atmospheric ozone. *Royal Meteorological Society*, 3:103-125

Iseki M, Matsunaga S, Murakami A, Ohno K, Shiga K, Yoshida K, Sugai M, Takahashi T, Hori T & Watanabe M (2002): A blue-light-activated adenylyl cyclase mediates photoavoidance in *Euglena gracilis*. *Nature*, 415: 1047-1051

Jeffrey SW, MacTavish HS, Dunlap WC, Vesik M & Groenewoud K (1999): Occurrence of UVA- and UVB-absorbing compounds in 152 species (206 strains) of marine microalgae. *Marine Ecology Progress Series*, 189: 35-51

Kalina T & Váňa J (2005): Sinice, řasy, houby, mechorosty a podobné organismy v současné biologii. Praha: Karolinum

- Karentz D & Lutze LH (1990):** Evaluation of biologically harmful ultraviolet radiation in Antarctica with a biological dosimeter designed for aquatic environments. *Limnology and Oceanography*, 35: 549–561
- Karentz D, Cleaver JE & Mitchell DL (1991):** Cell survival characteristics and molecular responses of Antarctic phytoplankton to ultraviolet-B radiation. *Journal of Phycology*, 27: 326–341
- Karsten U (2008):** Defense strategies of algae and cyanobacteria against solar UVR. *Algal chemical ecology*: 273–296
- Laurion I, Lami A & Sommaruga R (2002):** Distribution of mycosporine-like amino acids and photoprotective carotenoids among freshwater phytoplankton assemblages. *Aquatic Microbial Ecology*, 26: 283–294
- Marchant HJ & Davidson A (1991):** Possible impacts of ozone depletion on trophic interactions and biogenic vertical carbon flux in the Southern Ocean. *Environmental sciences*: 24: 397–400
- Moisan TA & Mitchell BG (2001):** UV absorption by mycosporine-like amino acids in *Phaeocystis antarctica* Karsten induced by photosynthetically available radiation. *Marine Biology*, 138: 217–227
- Quintero-Torres R, Aragón JL, Torres M, Estrada M & Cros L (2006):** Strong far-field coherent scattering of ultraviolet radiation by holococcolithophores. *Physical Review E*, 74: 032901
- Raven JA & Crawford K (2012):** Environmental controls on coccolithophore calcification. *Marine Ecology Progress Series*, 470: 137–166
- Raven JA & Waite (2004):** The evolution of silicification in diatoms: inescapable sinking and sinking as escape? *New Phytologist*, 162: 45–61
- Richter RP, Häder D-P, Gonçalves RJ, Marcoval MA, Villafañe VE & Helbling EW (2007):** Vertical Migration and Motility Responses in Three Marine Phytoplankton Species Exposed to Solar Radiation. *Photochemistry and Photobiology*, 83: 810–817
- Rowland FS & Molina MJ (1975):** Chlorofluoromethanes in the environment. *Reviews of Geophysics*, 13: 1–35

- Ryan KG & Beaglehole D (1994):** Ultraviolet radiation and bottom-ice algae: Laboratory and field studies from McMurdo Sound, Antarctica. *Ultraviolet radiation in Antarctica: Measurements and Biological Effects*, 62: 229-242
- Schmucki DA & Philipona R (2002):** Ultraviolet radiation in the Alps: the altitude effect. *Optical Engineering*, 41: 3090-3095
- Sineshchekov OA, Jung K-H & Spudich JL (2002):** Two rhodopsins mediate phototaxis to low- and high-intensity light in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99: 8689–8694
- Siver PA (1991):** The Biology of Mallomonas: Morphology. Taxonomy and Ecology. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher.
- Smith RC, Prézelin BB, Baker KS, Bidigare RR, Boucher NP, Coley T, Karentz D, MacIntyre S, Matlick HA, Menzies D, Ondrusek M, Wan Z & Waters KJ (1992):** Ozone depletion: Ultraviolet radiation and phytoplankton biology in Antarctic waters. *Science*, 255: 952-59.
- Smyth TJ (2011):** Penetration of UV irradiance into the global ocean. *Journal of Geophysical Research*, 116
- Sommaruga R (2001):** The role of UV radiation in the ecology of alpine lakes. *Journal Photochemistry and Photobiology*, 62: 35-42
- Tilzer MM (1973):** Diurnal periodicity in the phytoplankton assemblage of a high mountain lake. *Limnology and Oceanography*: 18: 15-30
- Tyrrell T, Holligan PM & Mobley CD (1999):** Optical impacts of oceanic coccolithophore blooms. *Journal of Geophysical Research*, 104: 3223-3241
- Vincent WF & Roy S (1993):** Solar ultraviolet-B radiation and aquatic primary production: damage, protection, and recovery. *Environmental Reviews*, 1: 1-12
- Williamson CE (1995):** What role does UV-B radiation play in freshwater ecosystems? *Limnology and Oceanography*, 40: 386-392
- Xiong F, Komenda J, Kopecký J & Nedbal L (1997):** Strategies of ultraviolet-B protection in microscopic algae. *Physiologia Plantarum*, 100: 378-388

Young J, Geisen M, Cros L, Kleijne A, Sprengel C, Probert I & Østergaard J (2003): A guide to extant coccolithophore taxonomy. *Journal of Nannoplankton Research: Special Issue 1*

Zeeb BA & Smol JP (2001): Chrysophyte scales and cysts. *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments: Developments in Paleoenvironmental Research*, 3: 203-223